BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION BIMESTRIELLE

zoologie

229

N° 322 SEPTEMBRE-OCTOBRE 1975

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Le *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, revue bimestrielle, paraît depuis 1895 et publie des travaux originaux relatifs aux diverses branches de la Science.

Les tomes 1 à 34 (1895-1928), constituant la 1re série, et les tomes 35 à 42 (1929-1970), constituant la 2e série, étaient formés de fascicules regroupant des articles divers.

A partir de 1971, le *Bulletin* 3e série est divisé en six sections (Zoologie — Botanique — Sciences de la Terre — Sciences de l'Homme — Sciences physico-chimiques — Écologie générale) et les articles paraissent, en principe, par fascicules séparés.

S'adresser :

— pour les **échanges,** à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 9062-62) ;

— pour les **abonnements** et les **achats au numéro,** à la Librairie du Muséum 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris (C.C.P., Paris 17591-12 — Crédit Lyonnais, agence Y-425) ;

— pour tout ce qui concerne la **rédaction,** au Secrétariat du *Bulletin*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Abonnements pour l'année 1975

Abonnement général : France, 440 F ; Étranger, 484 F.

Zoologie : France, 340 F ; Étranger, 374 F.

Sciences de la Terre : France, 90 F ; Étranger, 99 F.

Botanique : France, 70 F ; Étranger, 77 F.

Écologie générale : France, 60 F ; Étranger, 66 F.

Sciences physico-chimiques : France, 20 F ; Étranger, 22 F.

International Standard Serial Number (ISSN) : 0027-4070.

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
3e série, nº 322, septembre-octobre 1975, Zoologie 229

Données sur la variabilité volumétrique dans l'analyse de l'encéphale d'*Hydromantes italicus* Dunn (Amphibia, Caudata)

par Michel Thireau *

Résumé. — Dans la perspective de comparaisons interspécifiques du volume des régions encéphaliques chez les Urodèles, nous avons recherché la variabilité intraspécifique existant au sein même de l'espèce *Hydromantes italicus* Dunn, une étude précédente du même type sur *Salamandra salamandra* (L.) n'ayant pas permis de fournir des conclusions généralisables à l'ordre. L'étude comparée de ces deux espèces définit, pour toute espèce d'Urodèle, deux ensembles de valeurs caractérisant la variabilité intraspécifique régionale : l'un, minimal, affecte tout individu choisi dans une série statistique ; l'autre, moyen, est utilisable en l'absence de série.

Abstract. — With a view to ulterior interspecific comparisons of the volume of encephalic regions in Urodeles, we looked for the intraspecific variability occuring within *Hydromantes italicus* Dunn, a previous study of the same nature on *Salamandra salamandra* (L.) having failed to furnish conclusions generalizable to the order. The comparative study of these two species defines, for every species of Urodele, two sets of values of regional intraspecific variability : the first, minimal, affects all individuals chosen in a statistical series ; the other, mean, can be used in the absence of series.

La mise en évidence de variations interspécifiques significatives du volume des régions encéphaliques chez les Urodèles ne peut être entreprise sans la connaissance préalable des limites de la variabilité intraspécifique régionale. Aussi, avions-nous réalisé (Thireau, *sous presse*) l'étude de *Salamandra salamandra* (L.) (Salamandridae) sans qu'il soit possible, en définitive, de dégager des taux de variation susceptibles de caractériser l'ensemble des Urodèles avec certitude. La présente étude porte sur une espèce biologiquement et taxinomiquement éloignée de la Salamandre puisqu'il s'agit d'*Hydromantes italicus* Dunn (Plethodontidae). Le même mode d'investigation va être suivi de façon à permettre la confrontation des résultats obtenus chez chacune de ces deux espèces. Nous espérons ainsi mettre en évidence la variabilité intraspécifique régionale probable dont on doit affecter toute espèce d'Urodèle.

Matériel et méthode

1. Choix des spécimens

Dans une précédente étude (Thireau, 1975*a*) nous avons recherché les caractéristiques de l'allométrie pondérale encéphalo-somatique d'*Hydromantes italicus* Dunn : axe

* *Laboratoire de Zoologie (Reptiles et Poissons), Muséum national d'Histoire naturelle, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.*

majeur réduit (AMR) = 0,550 ; coefficient de corrélation (r) = 0,9735 ; effectif (n) = 24. Le calcul de l'indice de dispersion $i = b/b^o$ [cf. THIREAU (*sous presse*), pour sa définition] permet de séparer les individus voisins de la droite d'ajustement de ceux qui en sont éloignés. La constitution de 2 lots d'individus dont l'encéphale est peu variable (lot 1), ou au contraire très variable (lot 2), suit quelques principes préalables.

Chez les Urodèles (sauf *Salamandra atra* Laur., cf. THIREAU et BAUCHOT, 1974) la liaison pondérale encéphalo-somatique ne présente pas de rupture de pente entre le stade juvénile et l'état adulte. En conséquence, nous estimons que les allométries partielles régionales procèdent du même phénomène. L'avantage d'une telle situation est de pouvoir élargir l'amplitude pondérale, ce qui favorise l'estimation du taux d'allométrie ; ainsi, il y a 2 adultes pour 1 juvénile dans le lot 1, et 3 adultes pour 1 juvénile dans le lot 2 (tabl. II). Puisque dans le lot 1 (n° 11, 8 et 2 tabl. II) nous retenons les 3 individus pour lesquels i est le plus près de la valeur 1, il convient, pour le lot 2, de prendre les 3 individus dont i s'éloigne au maximum de 1 (n°s 21, 4 et 6, tabl. II). Mais une telle démarche nous conduirait à sous-estimer la variabilité du lot 2 puisque tous les individus retenus sont *au-dessus* de l'axe majeur réduit ($i > 1$). Le rééquilibrage nécessaire a été obtenu par l'adjonction du numéro 22 pour lequel $i = 0,8591$ (tabl. II).

2. **Méthodologie**

Le lecteur peut se reporter au travail de BAUCHOT et PLATEL (1971) et à celui de THIREAU (*sous presse*) pour une information détaillée.

Les 7 encéphales d'*Hydromantes* fixés au Bouin aqueux sont débités en coupes transversales sériées à 10 µ d'intervalle. A partir de ces coupes nous établissons des photogrammes (environ 50 pour tout l'encéphale) dont la moitié affecte le télencéphale qui est l'objet d'une étude cytoarchitecturale plus approfondie que les autres étages. Le cervelet n'a pas subi de découpage (photographique) plus intense que dans les étages voisins. Le calcul d'un coefficient de rétraction (THIREAU, 1975*c* et *sous presse*) permet de calculer les volumes régionaux absolus. Le volume de chaque hémisphère télencéphalique a été mesuré tandis que les volumes structuraux et zonaux sont déterminés seulement sur l'hémisphère gauche.

3. **Délimitation des régions encéphaliques étudiées** (tabl. I)

Dans un autre article (THIREAU, *sous presse*) nous avons introduit les termes suivants : région, étage, structure et zone. Cette terminologie possède un contenu anatomique que nous rappelons. Par région, nous entendons tout découpage de l'encéphale à partir de l'histologie optique. L'étage, la structure et la zone sont des régions encéphaliques de hiérarchie décroissante. Les étages encéphaliques sont au nombre de cinq : le télencéphale, le diencéphale, le toit optique, le cervelet et le tronc cérébral. Dans un précédent article (THIREAU, 1975*c*) nous avons indiqué la délimitation de chaque étage encéphalique, généralisable à l'ensemble des Urodèles. Une structure encéphalique est une masse nucléaire identifiable au moins à partir de la coloration au crésyl-violet. Chez *Salamandra salamandra* (THIREAU, 1975*c*) des « colorations » complémentaires ont été utilisées. Enfin, la zone encéphalique, partie d'une structure, n'est pas toujours aisément reconnue chez les Urodèles.

TABLEAU I. — Synonymie des régions télencéphaliques chez *Hydromantes italicus*.

TERMINOLOGIE PROPOSÉE	TERMINOLOGIE EMPLOYÉE PAR RÖTHIG, 1912
Glomérules du bulbe olfactif principal (s.l.)	Formatio bulbaris
Grains et noyaux mitraux du bulbe olfactif principal rostral	Cellulae bulbares dorsales, mediales et ventrales
Grains et noyaux mitraux du bulbe olfactif principal caudal	Cellulae laterales ventriculi et cellules superficielles
Bulbe olfactif accessoire	Formatio bulbaris, bulbulus accessorius
Nucleus olfactorius anterior	Cellulae dorsales ventriculi et cellulae mediales ventriculi
Archipallium	Primordium hippocampi
Pallium dorsal	Cellulae dorso-mediales ventriculi et cellulae dorsales
Pallium latéral	Cellulae dorso-laterales ventriculi
Epistriatum	Epistriatum
Striatum	Cellulae laterales ventriculi et cellulae ventro-laterales ventriculi
Septum	Cellulae bulbares ventrales, Prominentia medialis, nucleus medialis septi, nucleus lateralis septi, eminentia septalis et pars fimbrialis septi
Noyau inter-striato-septal	Prominentia ventralis
Sulcus medialis	Sulcus limitans hippocampi
Sulcus endorhinalis	Sulcus endorhinalis
Ventricule latéral	Ventriculus bulbaris et ventriculus lateralis

L'étude qualitative de la coloration au crésyl-violet du télencéphale d'*Hydromantes italicus* est illustrée avec la figure 1 réalisée à partir de photogrammes des coupes transversales. Nous n'avons relevé que le travail de RÖTHIG (1912), traitant (en particulier) de l'organisation des structures télencéphaliques de *Spelerpes fuscus* Strauch, 1870 (= *Hydromantes italicus* Dunn, 1923 ; cf. THORN, 1968). RÖTHIG accompagne son texte de six figures du télencéphale d'*Hydromantes*, ce qui nous a permis d'établir la synonymie (voir aussi HERRICK, 1933) du tableau I ; quelques précisions complémentaires sont à apporter. Dans son article, RÖTHIG (1912) mentionne l'existence d'un bulbulus accessorius ventral chez *Hydromantes*, sans mettre de légende dans son illustration. Selon nous, la partie postérieure de la formatio bulbaris (cf. figure 3 de RÖTHIG) correspond au bulbe olfactif accessoire,

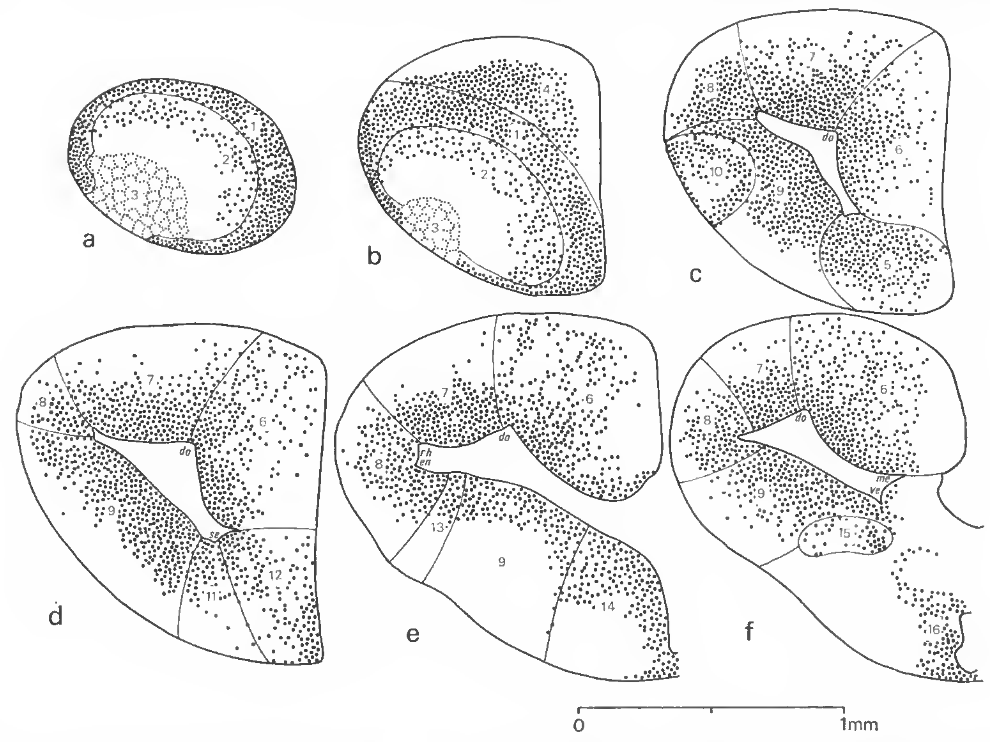


Fig. 1. — Coupes transversales (antéro-postérieures de *a* à *f*) de l'hémisphère cérébral gauche de l'individu n° 2 (femelle adulte) d'*Hydromantes italicus*. Pour avoir une représentation de toutes les structures télencéphaliques, l'intervalle entre deux niveaux successifs n'est pas constant (*a-b* : 0,36 mm ; *b-c* : 0,45 mm ; *c-d* : 0,45 mm ; *d-e* : 0,54 mm ; *e-f* : 0,36 mm).

do, angle dorsal ; en, sulcus endorhinalis ; me, sulcus medialis ; rh, sulcus rhinalis ; se, sulcus septi ; ve, angle ventral ; 1, couche des grains du bulbe olfactif principal (s.l.) ; 2, couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal (s.l.) ; 3, couche des glomérules du bulbe olfactif principal (s.l.) ; 4, nucleus olfactorius anterior ; 5, noyau antéro-septal ; 6, archipallium ; 7, pallium dorsal ; 8, pallium latéral ; 9, Striatum ; 10, bulbe olfactif accessoire ; 11, noyau inter-striato-septal ; 12, septum ; 13, épistriatum ; 14, noyau des commissures ; 15, amygdale ; 16, noyau préoptique.

Tableau II. — Caractéristiques pondérales des 2 lots étudiés d'*Hydromantes italicus*.

Numéro du lot	Numéro de protocole [1]	Poids somatique (en g)	Poids encéphalique brut (en mg)	Indice *i* (b/b°)
1	**11**	7,8	11,3	0,9603
	8	22,0	20,8	0,9993
	2	25,1	23,0	1,0276
2	**22**	8,5	10,6	0,859
	21	10,9	16,6	1,1738
	4	19,0	22,2	1,1545
	6	21,6	25,2	1,2221

1. Les adultes sont en caractères normaux, les juvéniles en caractères gras.

Tableau III. — Variabilité des volumes soustraits du poids encéphalique brut, à poids somatique constant, chez *Hydromantes italicus* [1].

	11	8	2	Lot 1			22	21	4	6	Lot 2			Lot 1 + 2		
Caractéristiques statistiques [2]	i	i	i	ī	σ	sm°/°	i	i	i	i	ī	σ	sm°/°	ī	σ	sm°/°
Moelle épinière	7,15	3,34	2,73	4,41	2,40	54	5,26	7,14	6,60	11,70	7,68	2,80	36	6,27	2,98	48
Hypophyse, complexe pariétal, méninges, toile choroïdienne...	0,72	1,05	0,93	0,90	0,17	19	1,15	1,30	0,41	0,48	0,84	0,46	54	0,86	0,34	39
Ventricules télencéphaliques	1,92	2,90	2,55	2,46	0,50	20	1,25	4,51	2,89	3,74	3,10	1,40	45	2,82	1,08	38
Ventricules des étages postérieurs	2,21	2,47	3,00	2,56	0,40	16	2,58	2,71	2,78	2,99	2,77	0,17	6	2,68	0,28	11
Rubrique X [3]	11,87	9,84	9,27	10,33	1,37	13	10,24	15,62	12,66	18,93	14,36	3,76	26	12,63	3,51	28

1. Avec l'AMR 0,6250 de la liaison du poids encéphalique corrigé au poids somatique des individus du lot 1.
2. Indice de dispersion $i = b/b^{o}$; ī : valeur moyenne ; σ : écart-type ; sm°/° : erreur standard en pour cent de la moyenne.
3. Somme des divers volumes soustraits.

tandis que la partie antérieure représente la zone glomérulaire du bulbe olfactif principal (s.l.). Pour les cellulae laterales ventriculi il convient de distinguer une partie rostrale appartenant à la structure olfactive principale et une partie caudale correspondant au striatum. Nous ne suivons pas Röthig quand il reconnaît une grande diversité de zones dans le septum. L'une d'elles, la partie médio-ventrale caudale des cellulae bulbares ventrales, est précédée par le noyau antéro-septal que Röthig ne représente pas. Dans le texte, Röthig mentionne un septum ependymale qui, bien sûr, appartient au septum, une pars dorsalis du lobus hemisphaericus représentant le pallium dorsal et, enfin, un sulcus endorhinalis.

Après avoir délimité les régions encéphaliques chez *Hydromantes*, nous pouvons entreprendre l'étude de leur variabilité volumétrique.

Résultats

Avant d'entreprendre l'inventaire des résultats de l'étude de la variabilité intraspécifique des volumes régionaux d'*Hydromantes italicus*, nous préciserons la variabilité des volumes soustraits du poids encéphaliques brut, à poids somatique constant (tabl. III).

Au cours de la dissection de l'encéphale nous n'avons pas établi avec certitude que l'hypophyse, le complexe pariétal, les méninges et la toile choroïdienne étaient régulièrement et entièrement conservés. De même il n'a pas été possible d'affirmer que la section (macroscopique) de la moelle épinière a été opérée avec une parfaite régularité d'un individu à l'autre. Il en résulte, pour le lot 1, un certain écart entre l'allométrie pondérale encéphalo-somatique obtenue avec le poids encéphalique brut (AMR = 0,6011) ou le poids encéphalique corrigé (AMR = 0,6250) (tabl. V). Cette situation était plus prononcée chez *Salamandra salamandra* pour laquelle dans le premier cas AMR = 0,4762 contre 0,5595 dans le second cas (cf. Thireau, *sous presse*, tabl. III). Nous n'avions pas cherché à analyser statistiquement les composantes d'un tel phénomène, ce que nous proposons chez *Hydromantes*.

La recherche d'une allométrie partielle liant les volumes soustraits (tels que la moelle épinière, l'hypophyse, le complexe pariétal, les méninges et la toile choroïdienne) au poids somatique est inutile. En revanche, il serait possible d'établir l'allométrie du volume ventriculaire (télencéphalique ou des étages postérieurs) par rapport au poids encéphalique. Pour permettre la comparaison des résultats entre les divers volumes soustraits, nous avons pris pour coefficient d'allométrie la valeur AMR = 0,6250 de la liaison poids encéphalique brut-poids somatique (lot 1). Le calcul de l'indice de dispersion i des divers volumes soustraits étudiés et son traitement statistique se trouvent rassemblés dans le tableau III.

Les valeurs i de chaque lot (1, 2 et 1 + 2), pour chacun des volumes déduits, montre la part prépondérante tenue par la moelle épinière. La variabilité qui l'affecte est particulièrement élevée dans le lot 1 où sa valeur (sm°/° = 54) est probablement responsable de l'écart d'allométrie dont nous avons parlé plus haut (0,6011 — 0,6250) puisque l'individu le plus petit (n° 11) est le moins bien « équilibré » (i = 7,15 contre i moyen = 4,41). L'ensemble hypophyse, complexe pariétal, méninges et toile choroïdienne intervient très peu (i faible) quel que soit le lot considéré. En revanche, le volume ventriculaire (s.l.) est important, il intervient pour près de moitié dans la rubrique X, et ceci dans chacun des lots ;

mais sa variabilité modérée dans le lot 1 le rend peu responsable de la variation d'allométrie enregistrée. Compte tenu de l'importance des valeurs *i* des divers volumes déduits dans le lot 1 + 2 et eu égard aussi aux variabilités correspondantes, nous pouvons considérer que la moelle épinière d'adord, les ventricules ensuite, sont les éléments essentiellement responsables de la variabilité totale des volumes soustraits. Celle-ci est indiquée dans la dernière ligne du tableau III ou l'on retrouve une justification du regroupement en lots que nous avons établi.

Dans un précédent article (Thireau, 1975*a*, tabl. III) nous donnions pour valeur de l'allométrie pondérale encéphalo-somatique chez *Hydromantes* : AMR = 0,550 (effectif $n = 24$). Le lot 1 auquel nous ferons référence pour l'étude de la variabilité intraspécifique a une allométrie différente : AMR = 0,6011 ($n = 3$) (cf. tabl. V). L'augmentation du taux

Tableau IV. — Volumes frais (en mm³) des diverses régions encéphaliques du lot 1 (11, 8 et 2) et du lot 2 (22, 21, 4 et 6) d'*Hydromantes italicus*.

Régions encéphaliques	11	8	2	22	21	4	6
Poids encéphalique brut [1]	11,30	20,80	23,00	10,60	16,60	22,20	25,20
Poids encéphalique corrigé [2]	9,90	18,71	20,74	9,35	14,55	19,75	21,34
Télencéphale	4,56	10,87	11,40	4,40	7,26	10,54	11,97
Diencéphale	1,55	2,33	3,15	1,56	2,30	2,81	2,64
Toit optique	1,95	2,48	2,59	1,63	2,30	2,80	3,09
Cervelet	0,24	0,22	0,31	0,26	0,36	0,37	0,40
Tronc cérébral	1,60	2,81	3,29	1,50	2,33	3,23	3,24
Bulbe olfactif accessoire	0,05	0,11	0,07	0,03	0,06	0,09	0,13
Grains du b.o.p. rostral [3]	0,03	0,11	0,12	0,06	0,09	0,04	0,13
Noyaux mitraux b.o.p. rostral	0,04	0,22	0,26	0,07	0,13	0,13	0,24
Grains du b.o.p. caudal	0,09	0,26	0,25	0,10	0,17	0,20	0,31
Noyaux mitraux b.o.p. caudal	0,14	0,34	0,22	0,11	0,16	0,29	0,29
Nucleus olfactorius anterior	0,08	0,19	0,22	0,10	0,21	0,16	0,27
Archipallium (s.l.)	0,49	1,19	1,29	0,46	0,76	1,27	1,23
Pallium dorsal	0,30	0,81	0,84	0,27	0,46	0,73	0,87
Pallium latéral	0,22	0,52	0,47	0,20	0,32	0,49	0,51
Epistriatum	0,02	0,05	0,05	0,03	0,06	0,09	0,06
Striatum	0,47	0,90	1,01	0,43	0,66	0,97	1,15
Noyau antéro-septal	0,02	0,04	0,06	0,04	0,05	0,06	0,05
Septum (s.l.)	0,15	0,24	0,29	0,14	0,22	0,28	0,29
Noyau inter-striato-septal	0,09	0,19	0,22	0,09	0,16	0,17	0,17
Noyau des commissures	0,08	0,09	0,16	0,05	0,08	0,23	0,18
Amygdale	0,011	0,03	0,03	0,014	0,02	0,03	0,03
Coefficient de rétraction	1,979	2,105	2,270	1,879	2,181	2,128	2,211

1. On admet une densité de 1 (1g = 1mm³).
2. Les volumes ventriculaire, de la moelle épinière, de l'hypophyse, du complexe pariétal et de la toile choroïdienne sont soustraits.
3. b.o.p. : bulbe olfactif principal.

d'allométrie n'a rien de surprenant puisque l'indice de dispersion des 3 individus les plus proches de l'AMR ($n = 24$) a pour valeurs : 0,9603 ; 0,9993 ; 1,0276 (tabl. II) dans l'ordre croissant du poids somatique.

Les résultats que nous allons exposer maintenant seront comparés, dans toute la mesure du possible, à ceux qui ont déjà été trouvés chez la Salamandre (Thireau, *sous presse*).

1. L'asymétrie télencéphalique

Pour chaque individu (11, 8, 2, 22, 21, 4 et 6), nous avons recherché v, volume de l'hémisphère cérébral gauche en pour cent de la moitié télencéphalique théorique : $V_{11} =$

Tableau V. — Corrélations liant au poids somatique (Ps) les volumes frais (Vf) des régions encéphaliques du lot 1 d'*Hydromantes italicus*.

Régions encéphaliques	log Ps moyen	log Vf moyen	Coefficient de corrélation r	Axe majeur réduit AMR	Ordonnée à l'origine b°
Poids encéphalique brut [1]	2,21	3,2443	0,9996	0,6011	1,9159
Poids encéphalique corrigé [2]	2,21	3,1950	0,9997	0,6250	1,8138
Télencéphale	2,21	2,9173	0,9983	0,8055	1,1371
Diencéphale	2,21	2,3517	0,9450	0,5559	1,1232
Toit optique	2,21	2,3657	0,9992	0,2381	1,8395
Cervelet	2,21	1,4043	0,3711	0,2784	0,7890
Tronc cérébral	2,21	2,3900	0,9946	0,5921	1,0815
Bulbe olfactif accessoire	2,21	0,8617	0,7569	0,6171	-0,5021
Grains du b.o.p. rostral [3]	2,21	0,8657	0,9988	1,2125	-1,8139
Noyaux mitraux b.o.p. rostral	2,21	1,1197	0,9997	1,6176	-2,4552
Grains du b.o.p. caudal	2,21	1,2557	0,9906	0,9400	-0,8217
Noyaux mitraux b.o.p. caudal	2,21	1,3397	0,8153	0,6923	-0,1903
Nucleus olfactorius anterior	2,21	1,1747	0,9996	0,8536	-0,7118
Archipallium (s.l.)	2,21	1,9590	0,9996	0,8401	0,1024
Pallium dorsal	2,21	1,7697	0.9973	0,9120	-0,2458
Pallium latéral	2,21	1,5767	0,9775	0,7351	-0,0479
Epistriatum	2,21	0,5663	0,9945	0.8264	-1,2600
Striatum	2,21	1,8767	0,9994	0,6437	0,4541
Noyau antéro-septal	2,21	0,5603	0,9640	0,8675	-1,3569
Septum (s.l.)	2,21	1,3393	0,9843	0,5296	0,1689
Noyau inter-striato-septal	2,21	1,1917	0,9989	0.7488	-0,4631
Noyau des commissures	2,21	1,0203	0,7083	0,5793	-0,2560
Amygdale	2,21	0,3317	0,9945	0,9053	-1,6690

1. On admet une densité de 1 (1g = 1 mm^3).
2. Les volumes ventriculaire, de la moelle épinière, de l'hypophyse, du complexe pariétal et de la toile choroïdienne sont soustraits.
3. b.o.p. : bulbe olfactif principal.

102,19 ; $\nu_8 = 98,35$; $\nu_2 = 98,77$; $\nu_{22} = 100,9$; $\nu_{21} = 100,28$; $\nu_4 = 100,38$ et $\nu_6 = 100,17$. La valeur moyenne $\nu = 100,15$ a un écart-type $\sigma = 1,29$; il semble qu'il y ait une légère asymétrie télencéphalique, au bénéfice de l'hémisphère cérébral gauche. S'agit-il d'une tendance généralisable à l'ensemble des Urodèles ? C'est possible, car chez la Salamandre (THIREAU, *sous presse*) ce type d'asymétrie est hautement probable. La conséquence méthodologique (immédiate) de cette situation sera d'étudier les volumes régionaux télencéphaliques des Urodèles à partir de leur hémisphère cérébral gauche.

2. Les volumes frais (= absolus) des régions encéphaliques

Le tableau IV indique les volumes des diverses régions encéphaliques des deux lots étudiés. Le coefficient de rétraction moyen $\bar{K} = 2,11 \pm 0,14$ (sm°/° = 6,5) est différent de celui qui a été calculé chez la Salamandre : $K = 2,41 \pm 0,094$ (THIREAU, *sous presse*). Il est donc indispensable de rechercher, pour chaque encéphale d'Urodèle, le coefficient de rétraction individuel. La valeur de la rétraction est probablement tributaire d'un ensemble de facteurs autres que la durée de préservation de l'encéphale en alcool à 70°, après fixation au liquide de Bouin ; nous n'avons pas cherché à expliciter cette question, nous nous en tenons aux conséquences méthodologiques.

Le tableau V donne les caractéristiques des corrélations liant le volume des régions encéphaliques au poids somatique. Le coefficient de corrélation est étroit sauf pour le cervelet (r = 0,3711), le noyau des commissures (r = 0,7083), le bulbe olfactif accessoire (r = 0,7569) et, à un degré moindre, les noyaux mitraux du bulbe olfactif principal caudal (r = 0,8153). L'allométrie du bulbe olfactif principal rostral (s.l.) est nettement positive, la situation est exactement inversée pour la partie caudale. L'ensemble du phénomène a déjà été constaté chez la Salamandre (THIREAU, *sous presse*). C'est un élément favorable au découpage antéro-postérieur de la structure olfactive principale, qui vient lever la part d'arbitraire qui pouvait encore subsister avec l'argumentation que nous avions précédemment fournie (THIREAU, 1975*c*). A part la région rostrale du bulbe olfactif principal, toutes les régions encéphaliques ont une allométrie de croissance négative. La situation est comparable chez la Salamandre (à l'exception du noyau inter-striato-septal ? cf. THIREAU, *sous presse*) et peut être étendue à l'ensemble des Urodèles.

L'allométrie générale AMR = 0,6250 est la résultante d'allométries partielles dont l'ordonnée à l'origine b° (tabl. V) sert de base au calcul de l'indice de dispersion *i* (= b/b°) pour toute région encéphalique de chacun des 7 individus d'*Hydromantes* (tabl. VI).

3. La variabilité volumétrique intraspécifique des régions encéphaliques

Le tableau VII donne les valeurs (sm°/°) de la variabilité des régions encéphaliques à partir des variations individuelles de l'indice de dispersion *i* (tabl. VI). Comme chez la Salamandre (THIREAU, *sous presse*), du regroupement des individus en trois lots résulte une variabilité extrême dans les lots 1 ($\overline{\text{sm}}$°/° = 8,02) et 2 ($\overline{\text{sm}}$°/° = 22,69), intermédiaire dans le lot 1 + 2 ($\overline{\text{sm}}$°/° = 21,49).

Le but essentiel de cette étude est de déterminer une variabilité intraspécifique des

TABLEAU VI. — Indices de dispersion ($i = b/b^0$) des volumes encéphaliques régionaux du lot 1 (11, 8 et 2) et du lot 2 (22, 21, 4 et 6) d'*Hydromantes italicus*[1].

RÉGIONS ENCÉPHALIQUES	11	8	2	22	21	4	6
Poids encéphalique brut	1,0017	0,9891	1,0102	0,8923	1,2039	1,1511	1,2108
Poids encéphalique corrigé	1,0009	0,9888	1,0090	0,8959	1,1933	1,1442	1,1406
Télencéphale	0,9976	1,0315	0,9722	0,8977	1,2138	1,1252	1,1533
Diencéphale	1,0359	0,8753	1,0988	0,9949	1,2786	1,1460	1,0037
Toit optique	0,9999	0,9927	1,0046	0,8187	1,0900	1,1609	1,2437
Cervelet	1,1609	0,7971	1,0824	1,2289	1,5865	1,3966	1,4580
Tronc cérébral	1,0067	0,9582	1,0354	0,8974	1,2023	1,1988	1,1117
Bulbe olfactif accessoire	1,0811	1,2536	0,7351	0,6152	1,0553	1,1221	1,5000
Grains du b.o.p. rostral	0,9949	1,0379	0,9635	1,7944	1,9906	0,4503	1,2556
Noyaux mitraux du b.o.p. rostral	0,9954	1,0235	0,9756	1,5176	1,8857	0,7656	1,1509
Grains du b.o.p. caudal	0,9951	1,0861	0,9212	1,0211	1,3727	0,9574	1,3164
Noyaux mitraux du b.o.p. caudal	1,0638	1,2598	0,7433	0,7875	0,9649	1,1883	1,0885
Nucleus olfactorius anterior	1,0007	0,9822	1,0131	1,1634	1,9748	0,9353	1,4158
Archipallium (s.l.)	0,9954	1,0138	0,9822	0,8728	1,1673	1,2214	1,0633
Pallium dorsal	0,9952	1,0436	0,9586	0,8283	1,1264	1,0739	1,1424
Pallium latéral	0,9988	1,1033	0,9038	0,8537	1,1374	1,1561	1,0980
Epistriatum	0,9968	1,0586	0,9480	5,1225	2,2688	2,1469	1,2893
Striatum	1,0008	0,9833	1,0124	0,8660	1,1350	1,1647	1,2730
Noyau antéro-septal	1,0417	0,8479	1,1325	1,9348	1,9496	1,4421	1,0772
Septum (s.l.)	1,0114	0,9346	1,0517	0,9044	1,2421	1,1776	1,1399
Noyau inter-striato-septal	1,0020	0,9748	1,0197	0,9401	1,3877	0,9707	0,8829
Noyau des commissures	1,1690	0,7213	1,1872	0,6956	0,9634	2,0073	1,4580
Amygdale	0,9949	1,0627	0,9417	1,1730	1,3382	1,2118	1,0806

1. Mêmes conventions que pour le tableau IV.

volumes encéphaliques régionaux de toute espèce d'Urodèle. Les diverses espèces dont nous disposons (THIREAU, 1975*b*) sont représentées soit par quelques individus ($1 < n < 17$), soit par un effectif permettant un traitement statistique ($n > 18$). Chacun des deux cas doit être considéré séparément. Si l'espèce est représentée par peu d'individus, la variabilité moyenne probable de chaque région encéphalique est indiquée dans le tableau VIII établi à partir des lots 1 + 2 de la Salamandre et d'*Hydromantes*. En revanche, si l'espèce est représentée par un nombre plus élevé d'individus, il devient possible de choisir un individu parmi les moins variables (lot 1). Dans ce dernier cas, la variabilité de chaque région encéphalique est donnée dans le tableau IX, établi à partir du lot 1 des espèces témoins.

Dans les tableaux VIII et IX, nous proposons des valeurs sm°/° moyennes arrondies à l'unité, les décimales n'ayant guère de signification quand on extrapole à l'ensemble des Urodèles. Bien que ces valeurs soient un ordre de grandeur, il ne serait pas convenable d'utiliser une estimation moyenne de la variabilité de toute région de toute espèce d'Urodèle puisque les variations interrégionales peuvent atteindre un facteur 35 (tabl. IX).

Tableau VII. — Variabilité du volume des régions encéphaliques, à poids somatique constant, chez *Hydromantes italicus*.

Régions encéphaliques	Lot 1 (11, 8 et 2)			Lot 2 (22, 21, 4 et 6)			Lot 1 + 2		
	m	σ	sm°/°	m	σ	sm°/°	m	σ	sm°/°
Poids encéphalique brut	1,0003	0,0106	1,06	1,1146	0,1505	13,50	1,0656	0,1229	11,53
Poids encéphalique corrigé	0,9996	0,0102	1,02	1,0935	0,1339	12,25	1,0532	0,1073	10,19
Télencéphale	1,0001	0,0298	2,98	1,0975	0,1382	12,60	1,0559	0,1112	10,61
Diencéphale	1,0033	0,1153	11,49	1,1058	0,1344	12,16	1,0619	0,1283	12,08
Toit optique	0,9991	0,0060	0,60	1,0783	0,1841	17,08	1,0444	0,1370	13,11
Cervelet	1,0135	0,1914	18,89	1,4175	0,1486	10,48	1,2443	0,2644	21,25
Tronc cérébral	1,0001	0,0390	3,90	1,1026	0,1430	12,97	1,0586	0,1172	11,07
Bulbe olfactif accessoire	1,0233	0,2640	25,80	1,0732	0,3627	33,80	1,0518	0,2995	28,48
Grains du b.o.p. rostral[1]	0,9988	0,0374	3,74	1,3727	0,6890	50,19	1,2125	0,5271	43,47
Noyaux mitraux du b.o.p. rostral	0,9982	0,0241	2,41	1,2674	0,5691	44,90	1,1878	0,3839	32,33
Grains du b.o.p. caudal	1,0008	0,0826	8,25	1,1669	0,2081	17,83	1,0957	0,1783	16,27
Noyaux mitraux du b.o.p. caudal	1,0223	0,2607	25,5[illegible]	1,0073	0,1727	17,14	1,0137	0,1940	19,14
Nucleus olfactorius anterior	0,9987	0,0156	1,56	1,3723	0,4470	32,57	1,2122	0,3740	30,85
Archipallium (s.l.)	0,9971	0,0159	1,59	1,0812	0,1536	14,21	1,0452	0,1179	11,28
Pallium dorsal	0,9991	0,0426	4,27	1,0428	0,1459	14,00	1,0241	0,1086	10,61
Pallium latéral	1,0020	0,0998	9,96	1,0613	0,1405	13,24	1,0359	0,1191	11,50
Epistriatum	1,0011	0,0554	5,54	2,7069	1,6684	61,63	1,9758	1,4913	75,48
Striatum	0,9988	0,0146	1,47	1,1097	0,1729	15,58	1,0622	0,1361	12,82
Noyau antéro-septal	1,0074	0,1454	14,43	1,6009	0,4213	26,32	1,3465	0,4432	32,92
Septum (s.l.)	0,9992	0,0595	5,95	1,1160	0,1472	13,19	1,0660	0,1262	11,84
Noyau inter-striato-septal	0,9988	0,0226	2,26	1,0454	0,2311	22,11	1,0254	0,1658	16,17
Noyau des commissures	1,0258	0,2639	25,72	1,2811	0,5780	45,12	1,1717	0,4570	39,00
Amygdale	0,9998	0,0606	6,07	1,2009	0,1068	8,89	1,1147	0,1360	12,20
Moyenne générale			8,02			22,69			21,49

1. b.o.p. : bulbe olfactif principal.

Tableau VIII. — Variabilité[1] moyenne du volume des régions encéphaliques des Urodèles, à poids somatique constant.

Régions encéphaliques	Variabilité chez *S. salamandra* (L.)	Variabilité chez *H. italicus* Dunn	Variabilité chez les Urodèles
Poids encéphalique brut	5,81	11,53	9
Poids encéphalique corrigé	6,48	10,19	8
Télencéphale	14,93	10,61	13
Diencéphale	11,14	12,08	12
Toit optique	21,00	13,11	17
Cervelet	69,69	21,25	45
Tronc cérébral	14,85	11,07	13
Bulbe olfactif accessoire	—	28,48	28
Grains du bulbe olfactif principal rostral	18,07	43,47	31
Noyaux mitraux du b.o.p. rostral[2]	22,67	32,33	28
Grains du bulbe olfactif principal caudal	10,37	16,27	13
Noyaux mitraux du b.o.p. caudal	10,39	19,14	15
Nucleus olfactorius anterior	23,72	30,85	27
Archipallium dorsal	11,73	—	12
Archipallium ventral	6,07	—	6
Archipallium (s.l.)	—	11,28	11
Pallium dorsal	9,21	10,61	10
Pallium latéral	2,33	11,50	7
Epistriatum	20,42	75,48	48
Striatum	3,43	12,82	8
Noyau antéro-septal	42,48	32,92	38
Septum médial	28,00	—	28
Septum latéral	10,60	—	11
Septum (s.l.)	—	11,84	12
Noyau inter-striato-septal	53,72	16,17	35
Noyau des commissures	13,77	39,00	26
Amygdale	70,50	12,00	41

1. Erreur standard pour cent (sm°/°), soit l'écart-type rapporté à la moyenne en pour cent de celle-ci.
2. b.o.p. : bulbe olfactif principal.

4. **Organisation quantitative des volumes régionaux de l'encéphale d'*Hydromantes***

Dans un autre article (Thireau, *sous presse*) nous expliquons le calcul du volume pour cent de chaque région encéphalique sur une base 100 et compte tenu du taux d'allométrie de croissance générale. Le tableau X nous donne ces résultats encadrés de la variabilité moyenne tirée du tableau VII.

Si nous comparons les résultats obtenus chez la Salamandre (Thireau, *sous presse*, tabl. VI) à ceux d'*Hydromantes*, nous constatons que, pour un certain nombre de régions,

TABLEAU IX. — Variabilité[1] minimale du volume des régions encéphaliques des Urodèles, à poids somatique constant.

Régions encéphaliques	Variabilité chez *S. salamandra* (L.)	Variabilité chez *H. italicus* Dunn	Variabilité chez les Urodèles
Poids encéphalique brut	0,06	1,06	1
Poids encéphalique corrigé	0,23	1,02	1
Télencéphale	0,25	2,98	2
Diencéphale	9,27	11,49	10
Toit optique	5,12	0,60	3
Cervelet	41,29	18,89	30
Tronc cérébral	6,21	3,90	5
Bulbe olfactif accessoire	—	25,80	29
Grains du bulbe olfactif principal rostral	6,04	3,74	5
Noyaux mitraux du b.o.p. rostral[2]	29,30	2,41	16
Grains du bulbe olfactif principal caudal	6,10	8,25	7
Noyaux mitraux du b.o.p. caudal	0,79	25,51	13
Nucleus olfactorius anterior	2,68	1,56	2
Archipallium dorsal	0,33	—	0
Archipallium ventral	1,53	—	2
Archipallium (s.l.)	—	1,59	2
Pallium dorsal	1,28	4,27	3
Pallium latéral	0,83	9,96	5
Epistriatum	2,36	5,54	4
Striatum	0,52	1,47	1
Noyau antéro-septal	10,90	14,43	13
Septum médial	15,36	—	15
Septum latéral	10,81	—	11
Septum (s.l.)	—	5,95	6
Noyau inter-striato-septal	67,52	2,26	35
Noyau des commissures	17,91	25,72	22
Amygdale	53,77	6,07	30

1. Erreur standard pour cent (sm%).
2. b.o.p. : bulbe olfactif principal.

il n'existe aucun chevauchement : cervelet, noyaux mitraux du bulbe olfactif principal rostral et caudal, pallium dorsal, striatum et septum (s.l.). L'on constate aussi que le volume interspécifique des régions encéphaliques peut varier significativement malgré une forte variabilité intraspécifique (cervelet, noyaux mitraux du bulbe olfactif principal rostral), ce qui indique l'intensité de la divergence évolutive. Ces premiers résultats tendent vers le but que nous poursuivons, à savoir la comparaison quantitative des volumes régionaux, de la densité et du diamètre neuroniques encéphaliques. Dans cette perspective, il conviendra d'établir une allométrie moyenne pour chacun des trois critères d'étude envisagés,

Tableau X. — Organisation générale de l'encéphale d'*Hydromantes italicus* [1].

Régions encéphaliques	log Ps [2]	log vol [3]	Volumes pour 100 mm^3, [4]
Poids encéphalique brut	2,173	3,246	113,24 ± 13,06
Poids encéphalique corrigé	2,173	3,192	100,00 ± 10,19
Télencéphale	2,173	2,908	52,00 ± 5,51
Diencéphale	2,173	2,354	14,52 ± 1,75
Toit optique	2,173	2,373	15,17 ± 1,99
Cervelet	2,173	1,479	1,94 ± 0,41
Tronc cérébral	2,173	2,390	15,78 ± 1,75
Bulbe olfactif accessoire	2,173	0,844	0,45 ± 0,13
Grains du b.o.p. rostral [5]	2,173	0,864	0,47 ± 0,20
Noyaux mitraux du b.o.p. rostral	2,173	1,116	0,84 ± 0,27
Grains du b.o.p. caudal	2,173	1,256	1,16 ± 0,19
Noyaux mitraux du b.o.p. caudal	2,173	1,313	1,33 ± 0,25
Nucleus olfactorius anterior	2,173	1,212	1,05 ± 0,32
Archipallium (s.l.)	2,173	1,945	5,66 ± 0,64
Pallium dorsal	2,173	1,744	3,57 ± 0,38
Pallium latéral	2,173	1,562	2,35 ± 0,27
Epistriatum	2,173	0,669	0,30 ± 0,23
Striatum	2,173	1,876	4,83 ± 0,62
Noyau antéro-septal	2,173	0,637	0,28 ± 0,09
Septum (s.l.)	2,173	1,345	1,42 ± 0,17
Noyau inter-striato-septal	2,173	1,170	0,95 ± 0,15
Noyau des commissures	2,173	1,040	0,70 ± 0,27
Amygdale	2,173	0,342	0,14 ± 0,02

1. A partir du lot 1 + 2, avec un AMR = 0,6250 (cf. tabl. V).
2. Moyenne des logarithmes du poids somatique des individus du lot 1 + 2.
3. Moyenne des logarithmes des volumes régionaux des individus du lot 1 + 2.
4. Indice de base : $i = b^0 = 100$.
5. b.o.p. : bulbe olfactif principal.

Ceci devrait ensuite permettre d'éclairer les problèmes d'évolution des Urodèles sur la base de l'encéphale, bon organe d'enregistrement de tels processus.

Conclusion

Avec l'étude de la Salamandre (Thireau, *sous presse*) nous avons recherché la variabilité intraspécifique des volumes encéphaliques régionaux et nous avons préféré ne pas la généraliser d'emblée à l'ensemble des Urodèles. L'étude d'*Hydromantes* confirme l'impossibilité de déterminer une variabilité moyenne capable d'affecter n'importe quelle région encéphalique. Il en résulte que des variabilités partielles propres à chaque région encéphalique constituent une meilleure approche de la question de la variabilité intraspécifique. Dans la mesure où les variabilités régionales changent pour deux espèces taxinomiquement

et biologiquement éloignées (comme c'est le cas pour la Salamandre et *Hydromantes*) la démarche la plus logique est de rechercher une valeur moyenne avec laquelle on peut espérer caractériser n'importe quelle espèce d'Urodèle. Nous ne pensons pas qu'une étude de la variabilité intraspécifique de chaque espèce d'Urodèle puisse améliorer notablement les résultats proposés qui constituent un ordre de grandeur généralisable.

Dans un prochain article nous délimiterons les régions encéphaliques de plus de 40 espèces 'dUrodèles en nous référant aussi aux travaux des anciens auteurs en particulier par une mise en synonymie de nombreux termes régionaux. Puis nous estimerons les volumes régionaux spécifiques probables, enfin nous dégagerons au moyen d'indices de dispersion, l'évolution volumétrique de l'encéphale des Urodèles.

Remerciements

Je remercie M. le Pr R. Bauchot d'avoir eu l'obligeance de relire mon manuscrit, je remercie aussi M. le Pr C. Delamare Deboutteville pour l'intérêt qu'il a porté à mon travail.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Bauchot, R., et R. Platel, 1971. — Aspects quantitatifs de l'encéphale de *Scincus scincus* (L.) (Reptilia, Sauria, Scincidae). Étude de la variabilité intraspécifique. *Zool. Anz.*, Dtsch., **187** (3/4) : 147-174.

Herrick, C. J., 1933. — The amphibian forebrain VI Necturus. *J. comp. Neurol.*, **58** (1) : 1-288.

Röthig, P., 1912. — Beiträge zur Studium des Centralnervensystems der Wirbelthiere. 5. Die Zellanordnungen im Vorderhirn der Amphibien. *Verh. K. Akad. Wet.*, Amsterdam, **2** (17) : 1-23, 56 fig. h.t.

Thireau, M., 1975*a*. — L'allométrie pondérale encéphalo-somatique chez les Urodèles. I. Relations intraspécifiques. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., no 297, Zoologie 207 : 467-482.

— 1975*b*. — L'allométrie pondérale encéphalo-somatique chez les Urodèles. II. Relations interspécifiques. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., no 297, Zoologie 207 : 483-501.

— 1975*c*. — Étude cytoarchitecturale qualitative et quantitative du télencéphale de *Salamandra salamandra* (L.) (Amphibia, Caudata, Salamandridae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3e sér., no 297, Zoologie 207 : 503-535.

— (*Sous presse*). — Variabilité dans l'analyse volumétrique de l'encéphale de *Salamandra salamandra* (L.) (Amphibia, Caudata). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **100**.

Thireau, M., et R. Bauchot, 1974. — Modification de l'allométrie pondérale encéphalo-somatique au cours de la croissance chez *Salamandra atra* Laurenti (Amphibia, Caudata, Salamandridae). Liaison avec la viviparité ? *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **278** : 919-922.

Thorn, R., 1969. — Les Salamandres d'Europe, d'Asie et d'Afrique du Nord. Lechevalier, Paris, iv + 376 p.

Manuscrit déposé le 18 décembre 1974.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 3e sér., nº 322, sept.-oct. 1975,
Zoologie 229 : 1065-1080.

Achevé d'imprimer le 31 octobre 1975.

IMPRIMERIE NATIONALE

5 564 003 5

Recommandations aux auteurs

Les articles à publier doivent être adressés directement au Secrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés d'un résumé en une ou plusieurs langues. L'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué figurera sur la première page, en note infrapaginale.

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait).

Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux compliqués devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme une figure.

Les *références bibliographiques* apparaîtront selon les modèles suivants :

Bauchot, M.-L., J. Daget, J.-C. Hureau et Th. Monod, 1970. — Le problème des « auteurs secondaires » en taxionomie. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **42** (2) : 301-304.

Tinbergen, N., 1952. — The study of instinct. Oxford, Clarendon Press, 228 p.

Les *dessins* et *cartes* doivent être faits sur bristol blanc ou calque, à l'encre de chine. Envoyer les originaux. Les *photographies* seront le plus nettes possible, sur papier brillant, et normalement contrastées. L'emplacement des figures sera indiqué dans la marge et les légendes seront regroupées à la fin du texte, sur un feuillet séparé.

Un auteur ne pourra publier plus de 100 pages imprimées par an dans le *Bulletin*, en une ou plusieurs fois.

Une seule épreuve sera envoyée à l'auteur qui devra la retourner dans les quatre jours au Secrétariat, avec son manuscrit. Les « corrections d'auteurs » (modifications ou additions de texte) trop nombreuses, et non justifiées par une information de dernière heure, pourront être facturées aux auteurs.

Ceux-ci recevront gratuitement 50 exemplaires imprimés de leur travail. Ils pourront obtenir à leur frais des fascicules supplémentaires en s'adressant à la Bibliothèque centrale du Muséum : 38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris.


MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.